DAS
LEITUNGSSYSTEM IM STAMM
VON
OSMUNDA REGALIS L.
UND
DESSEN ÜBERGANG IN DEN BLATTSTIEL.

Inaugural-Dissertation

der

mathematischen und naturwissenschaftlichen Facultät

der

Kaiser-Wilhelms-Universität zu Strassburg

zur Erlangung der Doctorwürde

vorgelegt von

Paul Zenetti
aus Lauingen.

ACAD.
LUGD.BAT.
BIBL.

Mit einer Tafel.

1895.

Das Leitungssystem im Stamm von Osmunda regalis L. und dessen Uebergang in den Blattstiel.

Einleitung.

Bei der Durchsicht der vergleichenden anatomischen Litteratur bemerkt man, dass fast alle Forscher bei den Osmundaceen verweilen und die ganz eigenartigen anatomischen Verhältnisse des Gefässbündelsystems dieser Gruppe in den Bereich ihrer Betrachtungen ziehen. Diesen wurden zumeist die Angaben de Bary's über das Leitungssystem von *Osmunda regalis* zu Grunde gelegt. De Bary schreibt[1]: »Bei *Osmunda* sind die Bündel des Stammes collaterale. Der bei seinem Eintritt in den Bündelkreis hufeisenförmige, während seines Abwärtsverlaufs zu keilförmigem Querschnitt verschmälerte Gefässtheil grenzt innen direct an das Markparenchym; er hat den gleichen Bau wie bei den typischen Farnen, fast ohne eingeschobenes Parenchym zwischen den Treppentracheiden. Die Gefässtheile sind in dem ganzen Längsverlauf der Bündel durch Markstrahlen von einander getrennt. Um diesen Ring getrennter Gefässtheile geht eine gemeinsame, ringförmige Siebregion: aussen von jedem Gefässtheile zunächst einige Lagen kleinzelligen Parenchyms, dann eine rings um den ganzen Stamm gehende, fast ununterbrochene Lage grosser Siebröhren, welche ausserhalb von den Gefässtheilen meist einschichtig ist, vor den Markstrahlen mehrschichtig und in diese keilartig entspringend.«

Dieser letztere Umstand wird nun von Strasburger geleugnet[2]; er behauptet, »dass zwischen den Gefässbündeln, vor den Markstrahlen, der Siebtheil unterbrochen ist«. Ich will an dieser Stelle auf die Berechtigung der einen oder der andern Ansicht nicht weiter eingehen.

Ueber den Gefässbündelverlauf sagt de Bary Folgendes[3]: »Aus einem Blatte n tritt ein Bündel in den Cylinder ein und läuft ziemlich genau senkrecht, in der Regel durch 13 Internodien, abwärts, um sich dann, neben dem senkrecht untern Blatte n—13 ausbiegend, an die anodische Seite des zum Blatte n—8 gehörigen Bündels anzulegen und mit diesem zu verschmelzen.« Das ist aber einer der einfachsten Fälle des Gefässbündelverlaufes dicotyler Gewächse. *Osmunda* stimmt also nach de Bary vollkommen mit den

---

[1] Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig 1877. S. 360.
[2] Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena 1891. S. 449.
[3] l. c. S. 290.

Dicotylen überein. Aber auch in diesem Punkte ist de Bary's Darlegung in einer neueren Arbeit Lachmann's[1]) angegriffen und, wie die exacte Beschreibung und die klaren Abbildungen vermuthen liessen, widerlegt worden. Nach Lachmann haben wir einen normalen Farngefässbündel-Verlauf mit regelmässigem Netzwerk oben und unten geschlossener Maschen. Ich unterlasse es, hier auf die in Rede stehende Arbeit näher einzugehen, da ich schon im folgenden Capitel den Sachverhalt klarlegen werde.

Zu allem Ueberfluss treffen wir ähnliche Differenzen auch in den Abhandlungen über das Blattgefässbündel. Während de Bary auch hier von einem collateralen Bündel spricht[2]) und Strasburger ihm beipflichtet[3]), nennt Thomae[4]) das Gefässbündel concentrisch und Haberlandt[5]) führt am Beispiel von *Osmunda regalis* aus, wie sich im Blatt dieser Pflanze ein Uebergang vom concentrischen Gefässbündel zum collateralen bemerkbar mache.

Diese Ausführungen werden genügen, zu zeigen, wie bezüglich des Gefässbündelsystems von *Osmunda* kaum ein Hauptpunkt ohne Controverse ist. Aus der Litteratur selbst lässt sich nun nicht entscheiden, auf welcher Seite das Recht liegt, da weder von der einen noch von der anderen Partei ausführlichere Specialuntersuchungen vorliegen. Die Behandlung der Streitpunkte ist überall mehr gelegentlich in umfangreiche, nicht speciell *Osmunda* gewidmete Abhandlungen eingeflochten. Da es nun von grösster Wichtigkeit ist, bei einer nach so vielen Richtungen abweichenden Gruppe, wie die der Osmundaceen, den Thatbestand in zweifelsfreier Weise festzulegen, so erschien es angezeigt, die anatomischen Verhältnisse des Leitungssystems des Stammes und der Blattstielbasis von *Osmunda regalis* zum Gegenstand einer Specialarbeit zu machen, die im Strassburger Institut ausgeführt wurde.

Der Gefässbündelverlauf im Stamme.

Die folgenden Ergebnisse sind an einem kräftigen Stamme des Strassburger Gartens gewonnen worden, der auf dem Querschnitte 13 im Kreis gestellte, durch dünne Markstrahlen von einander getrennte Holztheile aufwies. Der Gefässbündelverlauf wurde ebenso wie von Lachmann durch Freipräpariren und an successiven Schnitten untersucht. Die Resultate stimmen im Allgemeinen mit der Lachmann'schen Darstellung überein[6]). Einige andere Stämme ergaben das Gleiche.

---

[1]) Contributions à l'histoire naturelle de la racine des fougères. Lyon 1889. p. 110 seq.

[2]) l. c. S. 360.

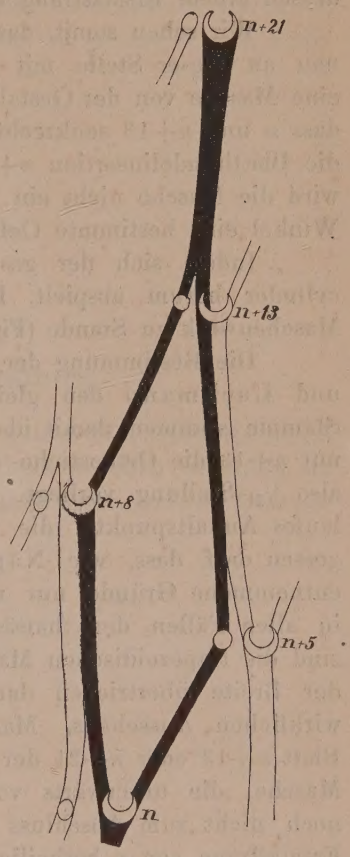
[3]) l. c. S. 448.

[4]) Die Blattstiele der Farne. (Pringsheim's Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. XVII. Band 1886. S. 135.)

[5]) Ueber collaterale Gefässbündel im Laube der Farne. (Sitz.-Ber. der math.-naturw. Classe d. k. Akad. d. Wissensch. Wien. LXXXIV. Bd. 1881.)

[6]) l. c. p. 113 seq.

Das Präparationsverfahren ist ein sehr einfaches. Die Stämme von *Osmunda regalis* sind ringsum von einem dichten Gewirr dünner, langer Wurzeln umgeben, die sammt den von ihnen festgehaltenen Erdtheilchen entfernt werden müssen. Dringt man so allmählich gegen innen vor und beseitigt auch die vertrockneten Blattnarben, so gelangt man endlich zu dem im Verhältniss ganz dünnen Stamme. Während man nun die äussere Umhüllung desselben mit einem kräftigen Messer verhältnissmässig leicht und rasch entfernen konnte, setzt die sehr harte, braune Rinde, die von den Blattsträngen durchzogen wird, einen bedeutenden Widerstand entgegen und verlangt vorsichtige und allmähliche Fortnahme. Wenn aber endlich der centrale Bündelcylinder nur noch von einer schwachen Schicht sclerotischen Gewebes bedeckt ist, kann man ohne Gefahr die letzte Umhüllung in derben Stücken herunterreissen und erhält so das von wenigen Lagen weichen, stärkehaltigen Parenchyms umschlossene Gefässbündelrohr.



Holzschnitt 1.

Da es sich nun zunächst lediglich um den Verlauf der Holztheile handelt, die parenchymatische Umhüllung und das Phloem aber den Einblick behindern, so wurde behufs Beseitigung dieser Schichten nur noch mit ziemlich starker Kalilauge gekocht. Es lassen sich dann nach dem Abwaschen mittelst Nadel und Scalpell alle die weichen Lagen ausserhalb des Holzes sauber und ohne Mühe wegbringen und das zu schwarzen, spröden Klumpen zusammengeballte Mark stückweise herausstossen. Auf diese Weise erhält man das System der Holzstränge des Stammes nebst den basalen Theilen der Blattbündel in völlig bereinigter Form.

Aber zum Studium des Maschenwerkes und damit auch des Gefässbündelverlaufes ist ein so freipräparirtes Holzgerüste allein nicht ausreichend. Denn die Gefässtheile sind einander so sehr genähert, die Maschen so schmal, dass man nicht direct den Ort feststellen kann, an welchen die einzelnen Holzstränge des Maschenwerkes vereintläufig werden. Hierzu ist das zweite Verfahren, die Verfolgung des Gefässbündelverlaufes auf successiven Schnitten, unerlässlich. Auch hier eignet sich die eben geschilderte Präparation, einfach die sclerotische Rinde wegzureissen, ganz gut. Aus dem dann nur noch von der parenchymatischen Innenrinde umkleideten Centralcylinder fertigt man die Schnittserien.

Wir wollen nun vor allem mit Hülfe einer solchen Serie die Holzstränge auf ihrem Wege von der Blattbündelabgabe stammaufwärts verfolgen. Der an dieser Stelle (Holzschnitt 1) — Blattbündelinsertion n — hufeisenförmige Strang zerfällt in drei Theile: ein rinnenförmiges Stück wird an das Blatt abgegeben; der Rest, zwei Stücke von eiförmigem Querschnitt, die wir Ersatzstränge nennen wollen, bleiben im Stamme. Das eine weicht nach rechts aus und nähert sich einem 5 Internodien höher befindlichen Blattbündelansatz $n+5$. Entweder an dieser Stelle, häufig, ja zumeist, etwas höher, zuweilen auch schon ein wenig weiter unten, wird der Strang vereintläufig mit einem aus $n+5$ derivirenden linken Ersatzstrang. Der vereintläufige, viel stärkere Strang wendet sich nunmehr nach links und tritt nach weiteren acht Internodien, nachdem er später zu beschreibende

Umformungen des Querschnittes erlitten hatte, als Blattbündel aus, wiederum zwei seitliche Ersatzstränge abgebend. Dies ist das Blatt $n+13$.

Der andere, links gelegene, der beiden seitlich von n auszweigenden Ersatzstränge vereinigt sich sehr bald mit einem von der nächst tieferen, linken Blattbündelinsertion kommenden ähnlichen zu einem starken, schräg nach links ansteigenden Ast, durchläuft in gleicher Richtung acht Internodien und giebt das Blattbündel $n+8$ ab. Der dabei restirende, rechts gelegene Ersatzstrang wendet sich wieder nach rechts; nach fünf weiteren Internodien gelangen wir so zur oben erwähnten Insertion des $n+13$. Blattbündels, mit dessen einem Ersatzstrang er etwas weiter oben vereintläufig wird.

Wir sehen somit, dass, wenn der von links kommende, kleine Ersatzstrang sich genau an dieser Stelle mit dem das Blattbündel abgebenden Hufeisen vereinigen würde, eine Masche von der Gestalt eines Parallelogrammes geringer Höhe entstände, vorausgesetzt, dass n und $n+13$ senkrecht über einander fallen. Aber diese Vereinigung findet, wie für die Blattbündelinsertion $n+5$ schon ausgeführt, meist etwas höher statt. Infolgedessen wird die Masche nicht ein Parallelogramm, sondern ein Trapez, in dem nur der unterste Winkel eine bestimmte Oeffnung aufweist.

Indem sich der geschilderte Vorgang in gleicher Weise um den ganzen Centralcylinder herum abspielt, kommt ein, von kleinen Anomalien abgesehen, regelmässiges Maschenwerk zu Stande (Fig. 1).

Die Bestimmung der Divergenz aus der Stellung der Blattinsertionen hat de Bary und Lachmann den gleichen Werth $^5/_{13}$ ergeben. Auch die von mir untersuchten Stämme stimmen damit überein. Nichtsdestoweniger ist es mir zweifelhaft, ob wirklich mit $n+13$ die Orthostiche erreicht ist, ob dies nicht vielmehr erst mit $n+21$ der Fall, also $^8/_{21}$-Stellung vorliegt. Es ergiebt nämlich die genaue Betrachtung des Bündelverlaufes Anhaltspunkte, die für $^8/_{21}$ zu sprechen scheinen, wobei man freilich nicht vergessen darf, dass, wie Nägeli zuerst gezeigt hat[1]), dergleichen aus dem Bündelverlauf entnommene Gründe nur mit grosser Vorsicht benützt werden können, weil dieser nicht in allen Fällen der thatsächlich vorliegenden Blattstellung entspricht. In Holzschnitt 1 sind die trapezoidischen Maschen des Bündelverlaufes der Deutlichkeit wegen in Richtung der Breite übertrieben dargestellt, Fig. 1 giebt eine möglichst genaue Aufnahme des wirklichen Aussehens. Man überzeugt sich, dass es schwer zu entscheiden ist, ob das Blatt $n+13$ oder $n+21$ der Orthostiche angehört. Allein man sieht jedenfalls, dass die Masche, die unterwärts von den Ersatzsträngen des Blattes n begrenzt wird, mit $n+13$ noch nicht zum Abschluss kommt, dass vielmehr an diesem Blattaustritt bloss der rechte Ersatzstrang von n betheiligt ist, der zu dessen Bildung mit dem linken Ersatzstrang von $n+5$ vereintläufig wurde (Holzschn. 1) und sich in den nach links von $n+13$ abgegebenen Ersatzstrang fortsetzt. Der linke Ersatzstrang von n, mit dem rechten von $n-5$ vereintläufig und an der Bildung des Blattaustrittes $n+8$ als rechte Hälfte dieses betheiligt, setzt sich in den rechten Ersatzstrang dieses letzteren Blattes fort und vereinigt sich oberhalb $n+13$ mit dem linken Ersatzstrang von $n+5$, der, wie wir sehen, die directe Fortsetzung des rechten von n ist. Erst der Austritt von $n+21$ setzt sich also aus den beiden Fortsetzungen der Ersatzstränge von n zusammen; erst durch ihn wird die schmale Masche wirklich geschlossen, wie dies besser als weitläufige Beschreibung, die sorgfältige Betrach-

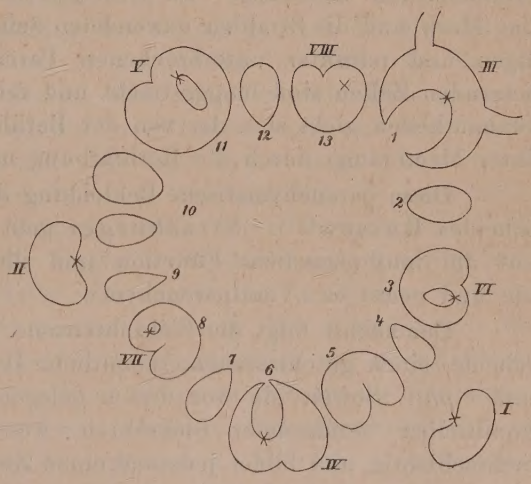
[1]) Das Wachsthum des Stammes und der Wurzel bei den Gefässpflanzen und die Anordnung der Gefässstränge im Stengel. 1858. S. 42.

tung des Holzschnittes 1 und der Fig. 1 erläutert. Auf alle Fälle steht also der $n+13$. Blattstrang nicht über der unteren Spitze der Masche; er ist, wenn wir deren Mittellinie als Verticale annehmen, ungefähr um die halbe Breite des hufeisenförmigen, austretenden Strangquerschnittes gegen rechts verschoben.

Es ist selbstverständlich, dass sich das bisher Gesagte nur auf die zur Untersuchung genommenen, erwachsenen Stammstücke beziehen kann; wie bei allen anderen Farnen sind in den Keimpflanzen andere, mit der allmählichen Erstarkung sich ändernde Divergenzen und demgemäss auch eine geringere Zahl von Strängen auf dem Querschnitt vorhanden. Sehr interessant wäre es gewesen, das von obiger Darstellung sehr abweichende Verhalten des Strangverlaufes bei der anscheinend dichotomen Verzweigung zu studiren. Ich hoffe, bei späterer Gelegenheit darauf zurückkommen zu können.

Der Bau des Centralcylinders im Stamme.

Zur Untersuchung wurde ein kräftiges Stammstück in einem Wachsthumsstadium herangezogen, in welchem die definitive Ausbildung der Bündelelemente eben vollendet ist. Wir finden hier auf dem Querschnitte ein heller gefärbtes, fünfeckiges Prisma, aus dem Centralcylinder und der ihn umgebenden, weichen, amylumerfüllten Innenrinde bestehend, welches scharf gegen die mächtige, braune, sclerotische, stärkehaltige Aussenrinde abgesetzt ist. Sowohl in dieser, als in der Innenrinde treffen wir die Querschnitte der Blattspuren und die Längsschnitte der Wurzelbündel, deren je zwei an jeder Blattbasis ihren Ursprung nehmen.



Holzschnitt 2.

Wenden wir uns nun zur näheren Beschreibung der einzelnen Theile des Centralcylinders! Das Centrum wird gebildet von einem kräftig entwickelten Markkörper, der radienförmig zwischen die Holzgruppen Fortsätze, Markstrahlen aussendet. Seine grosslumigen, fast isodiametrischen Parenchymzellen sind stärkereich; die grössten nehmen die Mitte ein, in den Markstrahlen nimmt ihr Querdurchmesser immer mehr ab. Im späteren Alter entstehen im Mark Spalten, durch Auseinanderweichen der Zellen bedingt. Zugleich bemerkt man im Verfolg dieser Risse im Lumen und in der Membran der anstossenden Zellen Einlagerungen eines braunen, nicht näher untersuchten Stoffes.

Die einzelnen, seitlich durch die Markstrahlen von einander geschiedenen Holzstränge (Holzschnitt 2) sind von eigenthümlicher Gestalt: die einen sind von ovalem, die

anderen von nierenförmigem Querschnitt, in den Ecken des Fünfeckes aber sind sie von der Gestalt eines Hufeisens mit nach aussen gekehrter Wölbung (Fig. 2). Der einzelne Holztheil besteht aus langen, an den Enden zugeschärften Treppentracheiden von polygonalem Querschnitt. Ihre Tüpfel nehmen die ganze Breite der Wand, von einer Kante bis zur anderen, ein. Schichtung und Streifung der Wände lassen sich gut wahrnehmen. Nach dem Kochen mit verdünnter Kalilauge kann man die Elemente leicht isoliren. Beim Zerren einer so isolirten Tracheide mit Nadeln reisst die Membran zu einem continuirlichen, gleich breiten Schraubenband aus einander.

Nur hin und wieder treffen wir eine Parenchymzelle zwischen den Tracheiden, in den nierenförmigen Holztheilen befindet sich jedoch an ganz bestimmter Stelle eine Parenchymgruppe, an deren äusseren Seite eine kleine Gruppe besonders englumiger Holzelemente zu bemerken ist (Holzschnitt 2 und Fig. 3 *px*). Solche englumige Tracheiden finden sich auch, gleichfalls zu einer kleinen Gruppe vereinigt, an der inneren Seite des hufeisenförmigen Querschnittes der austretenden Bündel (Fig. 2 *px*). Dieser Umstand wird verständlich, wenn man die Veränderungen betrachtet, denen ein Holztheil auf seinem Verlauf im Stamme unterworfen ist. Hiervon wird an geeigneter Stelle, bei Besprechung der Protoxylemgruppen — denn mit diesen haben wir es hier zu thun — die Rede sein.

Der ganze Kreis der verschieden geformten Holzstränge wird nun seinerseits an der Peripherie umgeben von einer zusammenhängenden Zone von mehreren Lagen dünnwandigen Parenchyms, die überall von ungefähr gleicher Mächtigkeit die Aussenseite der Holzstränge überzieht und zwischen diesen, den Markstrahlen entsprechend, gegen das Centrum einbiegt (Fig. 2 und 4 *xsch*). Hier, wo dieser parenchymatische Hohlcylinder einen Markstrahl je mit tiefer Einbuchtung überschneidet, wird seine Innengrenze durch den Contrast mit den an dieser Stelle immer noch etwas weiteren, aber inhaltsärmeren Markstrahlenzellen kenntlich. Im Uebrigen sind die Holzstränge auch an der inneren, gegen das Mark und die Strahlen gewendeten Seite von derselben, aber hier meist nur einschichtigen und mitunter unterbrochenen Parenchymscheide umkleidet. Die sie zusammensetzenden Zellen sind langgestreckt und reichlich mit Plasma und Stärke erfüllt. In alten Stammtheilen giebt sich der von der Berührungskante ausgehende Beginn der Verholzung ihrer Membranen durch die Rothfärbung mit Phloroglucin und Salzsäure zu erkennen.

Diese parenchymatische Bekleidung der Holzstränge entspricht offenbar der »Xylemscheide« Russow's[1]). Strasburger geht nach der Klarlegung des Sachverhaltes[2]) noch auf die muthmaassliche Function und die Bedeutung dieses Gewebes für die Pflanzen ein und nennt es »Vasalparenchym«.

Demnächst folgt die Siebröhrenzone. Sie stellt wiederum, wie die äussere Xylemscheide, einen geschlossenen, sämmtliche Holzstränge umgebenden Hohlcylinder dar (Fig. 2 und 4 *ph*). Soweit sie vor diesen gelegen, besteht sie aus einer einzigen Lage, einander unmittelbar berührender Siebröhren, wo sie die Markstrahlen überschneidet, wird sie mehrschichtig und bildet jedesmal einen Zwickel, der die durch das Einspringen der Xylemscheide entstandene Bucht verflacht und theilweise ausfüllt. Strasburger, der die Continuität dieser Siebröhrenzone leugnet, ist sonach im Unrecht, die Angabe de Bary's »getrennte Holztheile von einem zusammenhängenden Ring von Siebröhren umschlossen«,

---

[1]) Vergleichende Untersuchungen, betreffend die Histiologie der vegetativen und Sporen bildenden Organe etc. der Leitbündelkryptogamen. St. Petersburg 1871. S. 3 seq.

[2]) Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. S. 473.

findet durch meine Untersuchung ihre Bestätigung. Nach Aufhellung und Färbung der Gewebe mit Chlorzinkjod kann man sich davon schon auf dem Querschnitt mit Sicherheit überzeugen, noch klarer tritt der Thatbestand hervor, wenn man radiale, durch den Markstrahl geführte Schnitte studirt.

Da Strasburger die Continuität des Siebröhrencylinders bestreitet, so hat er von seinem Standpunkt aus recht, wenn er sagt, der Centralcylinder von *Osmunda* bestehe aus collateralen Bündeln. Erstaunlich ist es aber, dass auch de Bary sich des gleichen Ausdruckes bedient und dass er die wunderbare und anscheinend einzig in ihrer Art dastehende Anomalie der Osmundaceen, die in diesem Verhalten begründet ist, nicht schärfer hat hervortreten lassen. Es mag indess ein weiteres Eingehen auf die Bedeutung dieses Thatbestandes für die Schlussbetrachtung verspart bleiben.

Wir wenden uns nun zur Besprechung der Siebröhren. Dieselben stellen langgestreckte, spitz zulaufende Röhren von nicht sehr regelmässig polygonalem, mehr abgerundetem Querschnitt dar. Die Membran ist in ihrer ganzen Ausdehnung mit Siebfeldern besetzt (Fig. 5), eine bestimmte Anordnung in Längsreihen ist nicht vorhanden, auch sind die Abstände der einzelnen Felder von einander sehr verschieden. Die Siebfelder sind meist quergestreckt, von eiförmigem Umriss, oder rund oder länglich mit abgerundeten Enden. Besonders grosse Felder werden aus verschieden gestalteten kleineren zu beschriebenem Umriss zusammengesetzt. Die von verschiedenen Autoren schon beschriebenen, aber immer noch nicht völlig aufgeklärten, dunklen, glänzenden Körnchen auf den kleinen Poren der Felder können meistens ohne besondere Anstrengung an aufgehellten Schnitten erkannt werden. Jedoch ist es rathsam, zur Untersuchung der Siebelemente mit Chlorzinkjod zu färben, nachdem man zuerst die Stärke durch Aufkochen mit verdünnter Salzsäure entfernt und dann einige Zeit in Eau de Javelle aufgehellt hat. Die verholzten Zellwände sind dann gelb, alle Cellulosemembranen aber blau gefärbt. Betrachtet man nun eine so behandelte Siebröhre auf dem Längsschnitt, so erscheinen die Siebfelder heller als die übrige Membran, sie sind ausserdem besetzt mit je nach der Einstellung hellen oder dunklen Pünktchen, die bei kleinen Siebfeldern in der Nähe des Randes rings um die ganze Fläche herumstehen, bei grösseren aber auch über die Mitte zerstreut sind. Ihre Zahl schwankt, je nach der Grösse der Felder, zwischen einem und zahlreichen, bis 20 und noch mehr bei grossen Feldern. Auf dem Querschnitt zeigt die Membran dem entsprechend sehr dünn gebliebene Stellen, denen an beiden Seiten die stark lichtbrechenden Körnchen anhaften. Eine offene Communication durch Siebporen liess sich nicht nachweisen; das Object dürfte übrigens für dergleiche Studien wenig geeignet sein.

Auf die Siebröhrenzone folgt eine gleichfalls continuirlich um den ganzen Cylinder verlaufende Schicht in tangentialer Richtung gestreckter Elemente (Fig. 2 und 4 *qu*). Sie ist in den vor den Holzsträngen gelegenen Abschnitten durchschnittlich aus zwei Zelllagen gebildet, schwillt aber vor den Markstrahlen in ähnlicher Weise an, wie für die Siebröhrenzone ausgeführt wurde. Sie stellt infolgedessen einen einfachen Cylindermantel dar, an dessen Aussenseite keine Einbuchtungen mehr zu bemerken sind. Vor den Austrittsstellen der Blattbündel aber ist diese Schicht unterbrochen (Fig. 2), sie steht hier unmittelbar in Verbindung mit der später zu besprechenden Protophloemzone des Blattstieles. In der vorhandenen Litteratur wird ihr nur wenig Aufmerksamkeit gewidmet.

Die einzelnen Zellen derselben (Fig. 6) sind vier- bis fünfmal breiter als ihr radialer Durchmesser. Sie sind den Siebröhren dicht angeschmiegt und weisen daher der Rundung dieser entsprechend Einbuchtungen der anstossenden Membranen auf. Sie sind ziemlich dickwandig, und zeigen, besonders bei Anwendung der im Vorausgehenden geschilderten

Tinctionsmethode ein ganz ähnliches Aussehen, wie die Siebröhren. Wir finden sie in gleicher Anordnung mit Tüpfelfeldern besetzt, welche wiederum dunkel glänzende Körnchen in derselben Anordnung erkennen lassen. Das Bild dieser Tüpfelfelder ist in keiner Hinsicht von dem der Felder in den Siebröhren verschieden, so dass man versucht wäre, sie diesen zuzurechnen, würde nicht die quergestreckte Form und die abweichende Lagerung, die besonders auf dem Querschnitt deutlich hervortritt, daran irre machen und den Verdacht erwecken, man habe Parenchymzellen mit gruppenweise vereinigten Tüpfeln vor sich, wie sie ja auch sonst nicht allzu selten sich finden. Man wird hier kaum zu einer sicheren Entscheidung kommen können, bevor man über die Natur der glänzenden Körnchen, die ihren Poren so gut wie denen der unzweifelhaften Siebröhren anhaften, zu einiger Einsicht gelangt ist. Zunächst bleibt also nichts übrig als Klarlegung des Thatbestandes.

Es giebt endlich noch einen weiteren Umstand, der die Aehnlichkeit zwischen diesen quergestreckten Zellen und den Siebröhren hervortreten lässt. In älteren Entwickelungszuständen bemerkt man nämlich zuerst vor den Markstrahlen, dann allenthalben eine gleichartige Umbildung der beiderlei Elemente. Die Membranen sind stark lichtbrechend geworden und zu mehrfacher Dicke angeschwollen. Gleichzeitig wird das Innere dann von einer braunen, undurchsichtigen Masse erfüllt. Wo diese vom Schnitt getroffen wird, zeigt es sich, dass sie nicht einen homogenen, soliden Klumpen bildet, dass sie vielmehr eine hohle Blase von geringer Wandstärke darstellt. Von ihrer Aussenseite, die der Membran fest anliegt oder aber, zumal nach Behandlung mit Kalilauge, contrahirt erscheint, gehen fadenförmige, die Tüpfel ausfüllende Fortsätze aus.

In diesem Zustand scheinen die Elemente abgestorben zu sein, sie sind gewöhnlich zusammengedrückt, ihre Membranen unregelmässig gefaltet und gebogen. Besonders stark ist es bei denjenigen Siebröhren der Fall, die vor den Markstrahlen liegen; man findet sie hier in der Regel in eine compacte Masse verbogener und gequollener Membranen verwandelt.

Geht man weiter nach aussen, so trifft man auf eine meist zwei Zelllagen starke concentrische Zone stärkehaltigen, etwas gestreckten Parenchyms (Fig. 2 und 4 *pa*), und dann folgt die Endodermis (Fig. 2 und 4 *end*), den ganzen Centralcylinder umhüllend. Da die Zellen dieser Schutzscheide nicht immer sehr regelmässig geformt sind, da zumal ihre Radialwände vielfach nach verschiedenen Richtungen geneigt erscheinen, so tritt sie im Gewebe nicht gerade in sehr auffallendem Maasse hervor. Den Ort, wo sie gelegen, findet man aber leicht, wie schon de Bary angiebt[1]), weil dort die Schnitte infolge der Brüchigkeit der Radialwände ganz gewöhnlich auseinanderreissen. Sie bietet im Uebrigen keine hervorragenden Besonderheiten dar, ihre radialen Wände sind mit einem schmalen, gewellten, der concentrirten Schwefelsäure widerstehenden Band versehen, die Rothfärbung derselben mit Phloroglucin und Salzsäure weist ausserdem auf Verholzung. Besonders schöne Bilder erhält man durch die oben erwähnte successive Behandlung mit heisser, verdünnter Salzsäure, Eau de Javelle und Chlorzinkjod.

---

[1]) l. c. S. 360.

Die Entwickelung des Centralcylinders.

Sehr nahe unterhalb des wachsenden Vegetationspunktes findet sich bereits im Grossen und Ganzen das Bild des fertigen Zustandes vor. Wir haben einen Ring von Procambialsträngen, die den Holzbündeln den Ursprung geben werden und sich auswärts an eine ringförmige, meristematische Zone anschliessen. Das Centrum wird vom jungen Mark eingenommen, welches ebenso, wie die peripherische Rinde von Stärkemehl strotzt und mit seinen Markstrahlen sternartig zwischen die Holzstränge eingreift. Von Mark und Rinde unterscheidet sich die erwähnte, meristematische Ringzone nebst den anlagernden Procambialbündeln durch geringere Grösse, dünnere Membranen, reichlicheres Plasma und viel minderen Stärkegehalt ihrer Zellen; sie tritt demgemäss nach Chlorzinkjodbehandlung zwischen deren intensiv gebläuten Gewebsmassen scharf hervor. Ausserdem ist die Rinde durchsetzt von den Durchschnitten der zu den Blättern austretenden Spuren. Der Meristemring sammt dem von ihm umschlossenen Mark mag in der Folge als Centralcylinder bezeichnet werden.

An den deutlichst hervortretenden Ecken des stumpf fünfkantigen Centralcylinders, den Insertionsstellen der Blattspuren entsprechend, beginnt in den hufeisenförmig gestalteten Procambialsträngen die erste Dauergewebsbildung. Es treten die Protoxylemelemente (Fig. 2 *px*) auf. Als kleine Gruppe, von meist etwa fünf Schraubentracheiden engen Lumens, erscheint das Protoxylembündel an der inneren Seite des Bogens, den die austretende Blattspur bildet, in genau medianer Lage. Von Russow's Protophloem ist zu dieser Zeit durchaus noch nichts zu bemerken. Untersucht man aber den Durchschnitt einer nur wenig älteren Spur in der Gegend ihres Austrittes, so findet man nun gegen aussen eine breite Zone zahlreicher Protophloemzellen, die ganze Convexität des Bogens einnehmend (Fig. 2 *pph*). Es sind dies langgestreckte, beiderseits scharf zugespitzte, ziemlich derbwandige Röhren von rundlichem Querschnitt und sehr geringem Lumen. Ihre Membranen sind überall mit nicht eben sehr dicht gestellten Tüpfelfeldern versehen, die sich äusserlich in nichts von denen der späteren Siebröhren unterscheiden, denen ebenso, wie dort, die bekannten, stark lichtbrechenden Kügelchen anhaften. Wenn dann später die Schutzscheide ausgebildet wird, so ist diese nur durch zwei Zelllagen von den Protophloemelementen geschieden.

Es stehen die hier gemachten Angaben über das frühere Auftreten der Protoxylemzellen mit denen Russow's im Widerspruch, welcher vielmehr dem Protophloem die Priorität zuschreibt und zwar nicht nur für die seinen Betrachtungen zur Grundlage dienende, aufs exakteste durchgearbeitete Gattung *Marsilea*, sondern für alle anderen Filicinen mit alleiniger Ausnahme der Lycopodinen. Bei diesen letzteren ist es ihm indess zweifelhaft, ob die Protoxylemzellen auch der Anlage nach vor den Protophloemzellen erschienen. Er sagt diesbezüglich [1]: »Dies möchte aber wegen der Kleinheit und Gleichförmigkeit des jugendlichen Gewebes kaum mit Sicherheit zu ermitteln sein. Da es aber mehr als wahrscheinlich ist, dass, bei der grossen Uebereinstimmung der elementaren Zusammensetzung sämmtlicher Leitbündel des Pflanzenreiches, die Entwickelung der Leitstränge, das heisst das successive Auftreten gewisser Elemente in denselben, im Pflanzenreich von einem und demselben Gesetze beherrscht wird, so möchte die Annahme, dass die Protophloemzellen (wenigstens der Anlage nach) stets vor den Protoxylemzellen auftreten, gerechtfertigt erscheinen, wenigstens so lange, als das Gegentheil nicht erwiesen ist.« Im Gegensatz hierzu kann ich

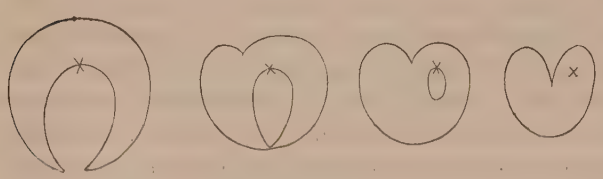
[1] Vergleichende Untersuchungen etc. S. 18.

auf Grund meiner Untersuchungen behaupten, dass bei *Osmunda* das Kenntlichwerden der Protophloemzellen als solches erst in zweiter Linie eintritt.

Im Uebrigen muss hinzugefügt werden, dass die Protophloembildung im Stamm sich eben nur auf die im Austritt stehenden, hufeisenförmigen Spuren beschränkt, dass sie dem weiteren Verlauf derselben nach abwärts fehlt, ein Umstand eigenthümlicher Art, auf den wir weiterhin zurückzukommen haben werden.

Die Fertigstellung des Stranggewebes verläuft im Allgemeinen sehr rasch. Zur Zeit des Sichtbarwerdens der Protophloemelemente hat auch schon im Anschluss an die Erstlingstracheiden die Ausbildung des Holztheiles begonnen. Seine röhrenförmig verlängerten, noch zartwandigen Elemente lassen jetzt bereits in zarten Linien die treppenförmige Tüpfelung erkennen; auch die Verholzung nimmt schon ihren Anfang, Phloroglucin und Salzsäure giebt zarte Rothfärbung. Erst dann differenzirt sich die Siebröhrenschicht und tritt zwischen dem umgebenden parenchymatischen Gewebe in oben beschriebener Anordnung deutlich hervor.

Wir sahen, dass die Ausbildung des Xylemstranges zunächst nur auf den dem Austritt nahen, die Ecken des Centralcylinders einnehmenden Spuren erfolgte, während die übrigen, tieferen Stellen des Verlaufes der Stränge entsprechenden Querschnitte noch meristematisch waren. Tiefer geführte Schnitte lassen nun auch in diesen successive analoge Veränderungen hervortreten, die aber nicht, wie man wohl erwarten sollte, in allen Bündeln des Querschnittes mit dem Auftreten einer Protoxylemgruppe beginnen. Vergleicht man nämlich den Holzschn. 2 S. 57, so sieht man, dass allen, einfach eiförmigen Querschnitten eine solche vollkommen fehlt, dass sie nur in denjenigen vorhanden ist, welche durch eine von aussen her einschneidende Furche in zwei Lappen getheilt erscheinen, dass sie ferner hier in eigenthümlicher Lage inmitten nur eines der Lappen sich findet und zwar immer des nach der gleichen Seite gelegenen, in unseren, dem Thatbestand entsprechenden Figuren des linken. Um hier zur Klarheit zu kommen, müssen wir die Formveränderungen verfolgen, welche die einzelne Spur, wie schon früher angedeutet, in ihrem Verlauf nach abwärts erfährt (Holzschn. 3). Deren verschiedene Stadien liegen ja auf demselben Stammquerschnitt in den in differenter Höhe getroffenen Einzelbündeln vor (Holzschn. 2). Das an der Austrittsstelle symmetrische, mit medianem Protoxylem versehene Hufeisen schliesst sich allmählich an der inneren Seite durch fortschreitende Zusammenkrümmung seiner Schenkel. Man sieht bald den einen Schenkel dicker werden als den anderen und das Protoxylem aus der medianen Lage gegen den letzteren hinüberrücken. Und an der Aussenseite beginnt alsbald eine Furche aufzutreten, die nicht auf dem Radius des Initialstranges, sondern etwas gegen den dickeren Schenkel hin verschoben ist. Indem sich diese Furche vertieft und schärfer einschneidet, bekommt der Strang allmählich die aus dem Holzschnitt ersichtliche Gestalt eines die Furche nach auswärts wendenden Weissbrodquerschnittes. Durch den Zusammenschluss der Hufeisenschenkel wird ferner die dem Protoxylem benachbarte Parenchympartie umringt, so dass sie nur oberwärts noch mit dem Mark communicirt. Bei der weiteren Umformung gelangt diese mitsammt dem Protoxylem in die eine Hälfte des zweilappigen Bündelquerschnittes, wie schon erwähnt, stets in die der gleichen Seite, also die linke (von aussen betrachtet). Weiterhin sieht man nun diese Parenchymgruppe



Holzschnitt 3.

stets an Masse abnehmen, sie stellt, körperlich gedacht, einen umgekehrten, sehr spitzen Kegel dar; endlich hört sie gänzlich auf. Bis zu ihrem Schwund wird sie an der peripheren Seite fortdauernd von der Protoxylemgruppe begleitet, weiterhin ist auch diese verschwunden und in keinem Entwickelungsstadium nachzuweisen. Sehr bald darauf zerfällt, wie Holzschnitt 1 S. 55 und Fig. 1 lehren, das Bündel durch weiteres Einschneiden der Furche in zwei Theilstränge von einfach eiförmigem Querschnitt, deren einer alsbald mit einem benachbarten Blattaustritt vereintläufig wird, während der andere noch fünf Internodien weiter hinabsteigt, bevor er das gleiche thut. Eine Formveränderung merklicher Art hat in besagten Theilsträngen nicht mehr statt, es fehlt ihnen jede Spur einer Protoxylemgruppe.

Construirt man sich nun nach dem Gesagten, den Verlauf der Protoxylemstränge, wie es in Fig. 7 geschehen ist, so sieht man, dass deren in dem netzförmig anastomosirenden, zusammenhängenden Holzsystem des Stammes zahlreiche distinkte, von einander getrennte vorliegen, so viele, als Blattaustritte vorhanden sind. Ein jeder derselben zieht geradlinig in dem linken Gabelast der absteigenden Blattspur nach unten, ungefähr durch fünf Internodien, allwo er aufhört. Man vergleiche die Schemata; der Initialstrang von Blatt 22 Fig. 1 u. 7) z. B. endet im Niveau von Blatt 16. Da nun hier, wie auch sonst, die Ausbildungsfolge des Stranggewebes ihren Ausgangspunkt von den Protoxylembündeln nimmt, so ist klar, dass dieselbe in dem Netzwerke der Holzstränge, von den Blattaustritten ausstrahlend, nach unten zu fortschreitet, dass sie ferner in dem einzelnen Bündelglied, sofern dasselbe Protoxylem enthält, von diesen aus gegen die Peripherie des Stranges erfolgt.

Im späteren Verlauf der Dinge geht das Protoxylem allerdings zu Grunde und wird zusammengedrückt; an der Lage der engsten, an dasselbe anschliessenden Treppenelemente kann man indess stets den Ort, wo es gesucht werden muss, feststellen. Kleinere Abweichungen von den hier geschilderten Formverhältnissen der Xylemstränge, wie man sie gelegentlich auf den Stammquerschnitten findet und wie sie auch Lachmann erwähnt[1]), führen sich auf gelegentliche Verlaufsanomalien zurück, kommen aber für das Gesammtbild nicht in Betracht und brauchen deshalb hier nicht weiter erörtert zu werden.

Es scheint mir, dass mit der Constatirung der Thatsache der Nichtcongruenz der Holzstränge und der ihnen angehörigen Protoxylembündel ein Novum gewonnen ist. Ich wenigstens habe in der mir zugänglichen Litteratur kaum eine bezügliche Andeutung finden können, nur Strasburger ist diese Eigenthümlichkeit von *Osmunda* nicht entgangen, doch hat er sie nicht in detaillirterer Weise verfolgt. Er sagt[2]): »An der Innenseite der Gefässbündel sind Vasalprimanen zu beobachten, doch nur an solchen Gefässbündeln, die zu baldigem Austritt aus dem Stamme bestimmt sind.« In wie weit andere Filicinen ähnliches bieten, dürfte näher zu untersuchen sein.

Nach Erledigung der gesammten Entwickelungsweise der Holzstränge müssen wir uns weiterhin zur Betrachtung der peripherischen Theile des Centralcylinders zurückwenden. Es wurde schon vorher für die hufeisenförmigen, den Austrittsstellen nahen Spuren das Auftreten des breiten, zwei Zelllagen unter der Endodermis gelegenen Protophloembandes (Fig. 2 *pph*) besprochen und wurde schon damals hervorgehoben, dass dieses Protophloemband sehr bald schwindet und allen, im tieferen Verlauf getroffenen Holzsträngen vollständig fehlt.

Fasst man die Peripherie des gesammten Centralcylinders zu der Zeit ins Auge, in welcher eben die erste Protoxylembildung statthat, so findet man sie gebildet von einer

[1]) l. c. S. 118.
[2]) l. c. S. 448.

Ringzone von Meristemzellen, welche sich durch grosse Breite in tangentialer Richtung auszeichnen. Ihre Zellen stehen gleichzeitig in regelmässigen Radialreihen, die auf deren Entstehung aus gemeinsamen Mutterzellen aufs bestimmteste hinweisen, und kann man besagte Radialreihen, die eine grössere Anzahl von Einzelelementen umfassen, bis in die peripherische Rinde hinein verfolgen. Einwärts schliessen kleinzellige Meristemzellen an, die vor den Holzsträngen mit diesen zusammenfliessen. Aus ihnen wird, wie die weitere Verfolgung ergiebt, die Siebröhrenzone erzeugt.

Diese eben geschilderte Ringzone radialer Meristemreihen läuft nun um den ganzen Centralcylinder, seine Markstrahlen abschneidend, continuirlich herum. Nur an den Ecken desselben, wo im Austritt stehende Spuren sich finden, ist sie streckenweise, soweit die betreffende Spur seitlich reicht, unterbrochen und durch ein isodiametrisches Meristem ersetzt, welches den Querschnitten longitudinal gestreckter Zellen entspricht. Aus diesem Meristem gehen die nur hier vorhandenen, sonst fehlenden Protophloemzellen hervor, deren Band nach unten sehr rasch an Breite abnimmt, sich bald auskeilend zuspitzt und dann zwischen den transversal gestreckten Elementen vollständig verschwindet.

Verfolgen wir jetzt die Veränderungen, welche besagte periphere Zone radial gereihten Meristems beim Uebergang in den definitiven Zustand erfährt. Die quergestreckte Form ihrer Zellen bleibt nur in den beiden innersten, unmittelbar an die in Entwickelung begriffenen Siebröhren anstossenden Lagen erhalten, die äussersten wandeln sich in normale Rindenparenchymzellen um, die mittleren, noch meristematisch, verlieren ihre charakteristische Gestalt, indem zahlreiche radiale und schräge Theilungen auftreten. Die beiden beregten innersten Lagen lassen nun auf ihren Membranflächen Gruppen von Poren hervortreten und werden bald zu den uns wohlbekannten, tangential gestreckten Elementen, die den Siebtheil einschliessen. Ihre definitive Ausbildung geht im Uebrigen der der Siebröhren voran und fällt kurz nach dem Zeitmoment, in welchem vor den im Austritt befindlichen Spuren die Protophloemelemente kenntlich werden. Aus den beiden nächst äusseren Zelllagen wird der Parenchymmantel, der die quergestreckten Elemente von der Schutzscheide trennt; aus der dritten geht diese selbst hervor.

Es zeigt sich somit, dass die den Siebröhren ähnlichen, transversalen Elemente, die folgenden Parenchymlagen, die Endodermis und ein Theil des umgebenden Rindenparenchyms aus der successiven Zellvermehrung einer und derselben Meristemlage deriviren, dass also die Grenze der Rinde im van Tieghem'schen Sinne zwischen die tangential gestreckten Elemente und die Siebröhren hineinfällt, dass demgemäss hier für Protophloemzellen kein Platz mehr bleibt. Es würde naheliegen, das Protophloem der austretenden Bündel mit den querstreckigen Elementen zu parallelisiren, alsdann würde van Tieghem auch dieses der Rinde zurechnen müssen, und das würde eine sehr sonderbare Anomalie ergeben. Bei der Schwierigkeit der betreffenden Untersuchungen kann ich es indess nicht wagen, darüber nach der einen oder anderen Richtung eine Entscheidung zu treffen, ziehe vielmehr vor, die Sache in suspenso zu lassen.

Es ist nach dem Gesagten bei *Osmunda* ein Pericyclus im Sinne van Tieghem's nicht vorhanden, derselbe wird ersetzt durch ein mit der Endodermis aus der Theilung gemeinsamer Mutterzellen hervorgegangenes Gewebe, durch ein mehrschichtiges Phloeoterma nach Strasburger's Terminologie. Meine Untersuchung ist an diesem Punkte mit Strasburger in vollständigem Einklang, wenn dieser schreibt[1]): »Die den Pericykel vertretenden

[1] l. c. S. 449.

inneren Phloeotermalagen schliessen am Siebtheil mit einer stärker verdickten, porösen Zellschicht ab.« Es ist das die Schicht der hier als transversal gestreckte Zellen bezeichneten Elemente.

Der Bau des einfachen Gefässbündels der Blattstielbasis.

Das Leitungssystem der Blattstielbasis ist bei den Farnen bekanntlich von grosser Mannigfaltigkeit. Zumeist treten mehrere Gefässbündel vom Stamme in den Blattstiel ein, die zu den verschiedensten Querschnittsbildern gruppirt sein können und in ihrem Verlaufe mit einander anastomosiren. Nur selten finden wir im Blattstiel ein einfaches Bündel vor. Es ist dies nach Thomae[1]) nur der Fall bei den Hymenophyllaceen, Schizaeaceen, Gleicheniaceen, Osmundaceen und einigen Polypodiaceen. Sehr vielfach hat dieser Fall bei den fossilen Farnen der älteren Formationen statt.

Im Nachstehenden werden die Verhältnisse von der Basis an nur so weit aufwärts berücksichtigt, als es zur Klarlegung des Zusammenhanges zwischen Stamm- und Blattbündel wünschenswerth erscheint. Die weiteren Auszweigungen in der Lamina sind zunächst nicht in die Untersuchung einbezogen worden.

Die Umhüllung des Blattstielbündels besteht im ausgewachsenen Zustand, ähnlich wie im Stamme, aus einer sehr harten, mit braunem Farbstoff durchtränkten, sclerotischen äusseren und einer parenchymatischen inneren Gewebspartie. In letzterer ist an der concaven Seite des Bündels noch eine Sclerenchymplatte eingeschaltet, deren Elemente denen der Aussenrinde ähnlich sind. Die Ausbildung dieser Sclerenchymmassen ist keine sehr frühzeitige, alle jüngeren, den Vegetationspunkt umgebenden Blätter erweisen sich durchweg weich. Da uns nur der Bau der Spur interessirt, so empfiehlt es sich auch hier, die schwer zu schneidende Aussenrinde zu entfernen, im Uebrigen aber das Präparations- und Tinctions-Verfahren, welches früher angegeben wurde, anzuwenden.

Das Blattbündel ist eine einfache Rinne, deren Concavität nach der oberen Seite des Blattes gerichtet ist. Anfangs dick-polsterförmig, kaum concav, geht das Bündel nach und nach bedeutend in die Breite, seine Halbmondform prägt sich mehr und mehr aus, die Ränder schlagen sich gegen innen ein.

Wenden wir uns nunmehr zur Betrachtung der Schichten, aus denen es sich zusammensetzt. In einem älteren Blatte ergiebt sich, unmittelbar nachdem die Blattspur den Centralcylinder des Stammes verlassen hat, folgendes Querschnittsbild (Fig. 8):

Die Form des Holztheiles fällt mit der des Bündelquerschnittes zusammen. Derselbe bildet einen meist vier bis fünf Zelllagen dicken wurstförmig gekrümmten Körper (x), bestehend aus weitlumigen, langen Treppentracheiden von gleicher Beschaffenheit, wie die des Stammes. Sie sind häufig mit stark lichtbrechender, krystallinisch-blätteriger Substanz erfüllt. Nicht gar selten trifft man horizontal gestellte Querwände mit ähnlicher Tüpfelung, wie auf den Längswänden, also sehr stumpfe Zellenden an.

[1]) Die Blattstiele der Farne. (Pringsheim's Jahrbücher für wissensch. Botanik. XVII. Bd. 1886. S. 114.)

An der concaven Seite liegt in der Mediane, einen leistenartigen Vorsprung bildend, die einzige Protoxylemgruppe (*px*), oder doch die überdauernden Elemente derselben, englumige Treppen- und mitunter einige Netz-Tracheiden. Die Erstlinge des Protoxylems, winzige Spiraltracheiden, sind in dem Alterszustand, in welchem sich unser Object befindet, bereits abgerollt.

Wie im Stamme, so ist auch hier eine den Holzstrang umgebende Xylemscheide vorhanden, aus plasma- und stärkereichen, gestreckten Parenchymzellen bestehend.

Demnächst folgt der Siebtheil. Hier haben wir verschiedene Schichten aus einander-zuhalten. Direct an der Xylemscheide anschliessend treffen wir an der convexen Seite die Siebröhrenschicht (*ph*), ein zusammenhängendes, meist zwei Zelllagen starkes Band, welches in sanftem Bogen über die ganze convexe Seite hinläuft, auf die concave aber nicht übergreift, sondern noch diesseits der beiden Schmalseiten aufhört. Die Elemente dieser Zone unterscheiden sich in nichts von den gleichnamigen des Stammes. Geht man an der convexen Seite weiter nach aussen, so trifft man auf die nur durch eine ganz schmale, kleinzellige Parenchymeinlage von den Siebröhren getrennte Protophloemzone (*pph*). Diese wird gebildet durch die aus dem Centralcylinder mit herübertretenden, englumigen, dickwandigen, langgestreckten Röhren, deren Tüpfelung früher besprochen worden ist. Freilich sind sie in dem dieser Besprechung zu Grunde gelegten Alterszustande des fertigen Blattes stark auf einander gepresst und unscheinbar geworden, so dass sie nicht immer ganz leicht in dem umgebenden Gewebe herausgefunden werden. Doch vergleiche man die nach einem jüngeren Stadium gezeichnete Fig. 8. Diese Protophloemschicht verläuft, ein bis zwei Zelllagen mächtig, eine continuirliche Reihe bildend, über die ganze Rückenseite des Stranges hin, umgreift die beiden Enden desselben und reicht noch eine Strecke weit auf die concave Seite hinüber. Hier wird sie durch eine einfache Reihe von etwa zwölf weiten Elementen anderer Art geschlossen (*ph*), die sich bei näherer Untersuchung als ganz normale, wohlausgebildete, denen des Bündelrückens gleiche Siebröhren erweisen.

Das ganze Phloem ist nun wiederum von einer zwei Lagen starken Zone grosser, inhaltsreicher Parenchymzellen (*pa*) umhüllt. Diese derivirt ebenso, wie die entsprechende Zone im Stamme aus den gleichen Mutterzellen, wie die Endodermis. Dies ist früher schon von Haberlandt[1]) ganz richtig angegeben worden.

Zu äusserst folgt endlich die Schutzscheide (*end*), die der den Centralcylinder des Stammes umhüllenden vollkommen gleicht und deren Vorhandensein mit denselben Mitteln wie dort, freilich nicht in allen Fällen mit der gleichen Leichtigkeit, nachgewiesen werden kann.

Nun bleibt aber der im bisherigen dargelegte Bau, wenn man im Blattstiel nach obenhin fortschreitet, keineswegs ganz derselbe. Mit der Verbreiterung und Krümmung des Bündels stellen sich vielmehr im einzelnen mancherlei Aenderungen ein. Zur Klarlegung der Verhältnisse wollen wir einen Bündelquerschnitt betrachten, der nahe über dem Ansatz des Blattes durch dessen Stielbasis geführt ist. Das Bündel hat seine Form verändert und bildet ein dünnes, stark gekrümmtes Band mit hakenförmig eingebogenen Enden. Fig. 9 u. 10.

Ebenso wie beim vorigen Querschnitt sehen wir, dass der nun bloss zwei bis drei Zelllagen dicke Holztheil (*x*) die Form des verbreiterten Bündels beibehält. An seiner concaven Seite aber finden sich in wechselnden Abständen von einander eine grössere Anzahl von

---

[1]) Ueber collaterale Gefässbündel im Laube der Farne. (Sitzungsber. d. math.-naturw. Classe d. k. Akad. d. Wissensch. Wien. LXXXIV. Bd. 1881. S. 130).

Protoxylemgruppen (*px*), welche ebenso viele aus dem Holzkörper vorspringende Leisten darstellen. Die Xylemscheide hat keine Aenderung erlitten.

Wenden wir uns zum Phloem. Da bemerkt man fürs erste, dass die jetzt meist einschichtige Siebröhrenzone (*ph*) als fast ununterbrochene, in sich geschlossene Hülle den ganzen Umriss der Spur umläuft. Ihre Elemente sind aber nicht allerorten von der gleichen Beschaffenheit, zumal an der Concavseite nicht immer leicht als solche zu erkennen. Sie sind denn auch hier von de Bary und Strasburger übersehen worden, und infolgedessen nennen beide das Bündel collateral. Bei Thomae[1]) dagegen finde ich sie auch für die Concavseite angegeben, was somit dem Sachverhalt entspricht.

Es besteht also, wie gesagt, ein beträchtlicher Unterschied zwischen den Siebröhren beider Seiten der Spur. Auf der Convexseite sind sie denen des Stammes vollkommen gleich beschaffen, ebenso verhalten sie sich an den Enden des Bündels, wo sie in gleicher Ausbildung noch ein wenig auf die innere Seite übergreifen. Hier aber treten dann die anderen in die Lücke ein, an Querdurchmesser und Länge nicht wesentlich von jenen verschieden, aber viel weniger starke Membranen aufweisend, durch Chlorzinkjodbehandlung minder intensiv gebläut und somit kaum von dem umgebenden Gewebe sich abhebend. Ihre Siebfelder, wennschon vorhanden, treten gleichfalls nicht wie bei den anderen nach Chlorzinkjodbehandlung deutlich hervor, und zwar deshalb, weil bei ihnen der Contrast in der Färbung bei weitem nicht so sehr hervorsticht. Alles dies macht sich schon auf den Längsschnitten sehr unliebsam geltend und bewirkt, dass die Unterscheidung dieser Elemente in durchsichtig gemachten Querschnitten nahezu unmöglich wird.

Noch ein weiterer Umstand beeinträchtigt das deutliche Hervortreten der Siebröhren an der concaven Seite. Dadurch nämlich, dass hier die Protoxylemgruppen leistenförmig vorspringen, werden alle sie umgebenden Zonen in ihrem parallelen Verlauf gestört und mitunter sogar auf kurze Strecken unterbrochen, was natürlich ihre Verfolgung sehr erschwert.

Wie im früheren Querschnitt ist endlich die Protophloemzone (*pph*) von der Convexseite durch eine aus ein bis zwei Lagen bestehende, kleinzellige Parenchymeinlage getrennt. Die erstgenannte Zone ist nur rechts und links von der Mediane continuirlich und hier vielfach zwei bis drei Lagen stark, in der Mitte aber unterbrochen; nur kleinere Gruppen von Protophloemzellen unterhalten hier die Verbindung. Ebenso hat sich auch an den beiden Enden des Bündels der früher bestandene Zusammenhang des Protophloembandes gelöst, nur vereinzelte Elemente desselben sind geblieben. Auch ist an diesen Stellen, wo alle das Holz umgebenden Schichten etwas gedrückt erscheinen, eine räumliche Trennung der Protophloemzellen von den Siebröhren durch Parenchym vielfach nicht mehr nachzuweisen, der Abschluss auf der Concavseite durch die Siebröhrenreihe ist beiden gemeinsam.

Ueber die das Ganze umgebende Parenchymscheide und Endodermis ist nichts Neues zu berichten.

Wir müssen nunmehr die Veränderungen untersuchen, welche die einzelnen Theile des Bündels in dem Zwischenraum zwischen den beiden beschriebenen Querschnitten erfahren haben.

Während die Hauptmasse des Xylems und die Xylemscheide einfach durch Einlagerung neuer, gleicher Elemente der Verbreiterung des Bündels gefolgt sind, finden wir, dass an Stelle der ursprünglich einzigen Protoxylemgruppe deren eine grössere Anzahl

---

[1]) l. c. S. 135.

entstanden ist. Der Vorgang ist folgender: Die Protoxylemgruppe verbreitert sich nach und nach unter Vermehrung ihrer Zellen und theilt sich dann in zwei oder drei Gruppen, indem sich Parenchymzellen der Xylemscheide dazwischen einschieben. Die Theilungsproducte weichen von der Mitte nach rechts und links aus einander und theilen sich auf dieselbe Weise wieder in zwei oder drei Gruppen. Dieser Theilungsvorgang und das Auseinanderweichen zu einigermaassen gleichem Abstand wiederholt sich immer von neuem, so dass mit der Verbreiterung des Stranges die Vermehrung der Protoxylemgruppen gleichen Schritt hält, und eine grosse Anzahl solcher Theilgruppen entsteht, die über die ganze concave Seite seines Holzes zerstreut liegen. Es hat also einfach fächerartige Verzweigung des ursprünglich einzigen Protoxylemstranges durch wiederholte Gabelung stattgefunden.

Im Siebtheil hatten wir auf dem tieferen Querschnitt ein Band von Protophloemelementen und als Abschluss desselben an der Concavseite eine Reihe normaler Siebröhren. Innerhalb des Protophloems war auf der Convexseite nur ein blind endigender Siebröhrenbogen vorhanden. Im weiteren Verlauf treten im Protophloemband Continuitätstrennungen, wie oben ausgeführt, ein; die Siebröhrenreihe der Hohlseite spaltet sich, ihre Hälften rücken nach rechts und links aus einander, die Lücke wird von den erwähnten Siebröhren abweichender Beschaffenheit ausgefüllt. Gleichzeitig hat sich der Siebröhrenbogen der Rückenseite so lange verbreitert, bis auch er mit den gleichnamigen Elementen der Bündelrinne an derselben Stelle in Verbindung tritt, wo wir im früheren die Protophloemzone an diese ansetzen sahen. Die anomalen Siebröhren der Rinnenseite bilden demgemäss jetzt den einfachen Abschluss, in welchen die auf der Rückseite getrennten Bogen der Siebröhren und der Protophloemelemente sich vereinigen.

Nach dem Gesagten ist der Blattstielstrang in seinem gesammten basalen Abschnitt in der That, wie auch Haberlandt angiebt, concentrischen Baues. Damit wird denn Strasburger's Kritik dieses Autors[1]) hinfällig. Das Beispiel von *Osmunda* dürfte durchaus nicht so schlecht gewählt sein, um den Uebergang aus der concentrischen in die collaterale Bündelstructur im Blatt zu belegen, wie man nach Strasburger glauben sollte. Allerdings aber hätte Haberlandt schärfer hervorheben müssen, dass es nicht ganz leicht ist, sich von dem Vorhandensein von Siebröhren auf der concaven Seite, und somit von diesem concentrischen Bau zu überzeugen.

Schliesslich mag noch auf einige weitere Punkte hingewiesen werden. Es zeigt sich bezüglich der Protoxylemstränge ein eigenthümlicher Gegensatz zwischen Blatt und Stamm. Ihrer reichen Entwickelung und Verzweigung in jenem steht das frühe Verschwinden in diesem gegenüber. Auch in ihm wie im Stamme setzt die definitive Ausbildung der Holzelemente an die Protoxylemgruppen an. Geht man mit den Schnitten im jugendlichen Blattstiele aufwärts, so bleiben als letzte Dauerelemente soviel Gruppen von Spiraltracheiden übrig, als Erstlingsstränge vorhanden sind.

Die eigenthümlichen, nach Kühn[2]) Schleim enthaltenden Schläuche treten erst im weiteren Verlauf des Bündels auf. Sie liegen in den Interstitien zwischen den Protoxylemgruppen, hier je eine longitudinale Reihe bildend und ausgezeichnet durch ihre grosse Länge und ihren colossalen Querdurchmesser. Ihren Ursprung nehmen sie aus Elementen der äussersten, an die Endodermis stossenden Parenchymlage.

[1]) l. c. S. 451.

[2]) Untersuchungen über die Anatomie der Marattiaceen und anderer Gefässkryptogamen. Flora 1889. S. 483.

An Stelle der Protoxylemgruppen finden sich endlich die von Russow als »Lückenparenchym« bezeichneten Bildungen, deren Erklärung schon Dippel[1]) und Thomae[2]) gegeben haben. Letzterer schreibt diesbezüglich: »Mit der Ausbildung der Treppentracheiden werden die Protoxylemzellen functionslos und reissen meist infolge des Zuges, dem sie ausgesetzt sind. An ihrer Stelle entsteht ein Luft führender Gang, welcher die zerrissenen Ueberbleibsel enthält. In den meisten Fällen wölben sich die Wände der kurzen, einen solchen Gang umgebenden Parenchymzellen in denselben papillenartig oder schlauchförmig vor und füllen ihn grösstentheils aus, wobei sie jedoch weite Lücken zwischen sich lassen.« In dem Stadium, welches unserer Abbildung (Fig. 9 u. 10) entspricht, ist dieses Lückenparenchym noch nicht vorhanden, wenngleich die erstgebildeten Schraubentracheiden bereits alle zerstört sind. Seine Entwickelung beginnt erst dann, wenn auch die übrigen Netz- und Treppen-Elemente der vorspringenden Protoxylemleisten der Zerstörung zum Opfer gefallen sind.

Der Ansatz des Blattbündels an den Centralcylinder des Stammes.

Zu dieser Untersuchung werden wir uns zweckmässig an ein vollständig ausgebildetes Blattbündel halten.

Da sind nun die in Frage kommenden Verhältnisse erst ganz neuerdings nach dem Vorgang von Kienitz durch Strasburger in eingehender Weise untersucht und zur Beleuchtung der Frage nach den Wegen, die die Assimilate in den Pflanzen einschlagen, verwendet worden. Als Hauptbeispiel wird dort der Bündelansatz an der Basis des Kurztriebes der Kiefer behandelt. Die wesentlichsten Sätze aus seiner Darstellung mögen hier folgen.

Wir treffen in jedem der beiden Blätter zwei getrennte, etwas schräg gegen einander orientirte, collaterale Gefässbündel. Diese vier Bündel treten in die Axe des Kurztriebes ein und verlaufen auch hier anfangs noch getrennt, »so dass[3]) zwei breitere und zwei schmälere, primäre Markstrahlen zwischen denselben sich zeichnen.... Diese an der Insertionsstelle der beiden Nadeln gegebene Gefässbündelanordnung geht aber alsbald verloren, indem sich die Gefässbündel in einen Kreis vereinigen..... Verfolgt[4]) man nun den Centralcylinder des Kurztriebes in das Innere des Tragsprosses, so findet man, dass er dort in schrägem Verlauf sich dem Cambium nähert zunächst als geschlossener, von zahlreichen einschichtigen Markstrahlen durchsetzter Gefässbündelring, der sein Mark mit sich führt und auch im Umkreis von dicht zusammenschliessenden Zellen umgeben ist, die dem

[1]) Mikroskop. S. 100.
[2]) l. c. S. 125.
[3]) Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. S. 108.
[4]) l. c. S. 112.

Pericycel und der Endodermis entsprechen. Dieser Umhüllung entledigt sich der Gefässbündelring an der Aussenfläche des Siebtheils des Tragsprosses, hierauf gehen seine Siebtheile in diejenigen des Tragsprosses über, während sich der Gefässtheilring, sammt Mark, in den Holzkörper des Tragsprosses fortsetzt.«

Dieser letztere Vorgang wird nun eingehend besprochen und an der Hand einer Abbildung erläutert. »Gleich[1]) nach Eintritt in die primäre Rinde des Tragsprosses macht sich in dem Gefässbündelcylinder des Kurztriebes die Tendenz geltend, den Anschluss grundwärts herzustellen. Zu diesem Zweck beginnen sich alle radialen Reihen der Elemente in der oberen Hälfte der Kurztriebspur bogenförmig abwärts zu biegen. Man sieht die Elemente der Markstrahlen des Kurztriebes sich direct in die Elemente der Tragsprossrinde fortsetzen, und zwar in deutlich abwärts laufende Reihen derselben. Ein Anschluss der über der Kurztriebspur stehenden Elemente der primären Rinde des Tragsprosses ist nicht zu constatiren. . . . . Ganz dieselbe Erscheinung bietet sich weiterhin innerhalb des Siebtheils der Tragaxe. Hier sind es die Elemente des Siebtheils des Kurztriebes, die in abwärtslaufende Elemente des Tragsprosses übergehen. . . . . Fast noch schärfer markiren sich endlich diese Verhältnisse im Holzkörper. . . . . Ein directer Anschluss nach oben fehlt; es rücken vielmehr die höher gelegenen Tracheidenreihen aus einander, um der Kurztriebspur seitlich auszuweichen, und nähern sich einander erst wieder unter derselben. . . . . An der Markkrone des Tragsprosses biegt die Kurztriebspur endlich abwärts ein, wobei das Mark der Kurztriebspur in das Markgewebe des Tragsprosses direct übergeht.«

Dieses Verhalten der Kiefer wird nun von Strasburger als der Typus für das der Gymnospermen- und dicotylen Hölzer im allgemeinen angegeben. Ueber die Farne, in specie über *Osmunda* scheint derselbe keine eingehenderen, auf diesen Punkt gerichteten Untersuchungen angestellt zu haben. Da er sich indess vom collateralen Bau der *Osmunda*-bündel überzeugt zu haben glaubt, so zweifelt er nicht daran, dass diese, wie in allen übrigen Punkten, so auch hier, sich an die Coniferen-Dicotylen anschliessen. Das geht aus einer Bemerkung[2]) hervor, in welcher er sagt: »Haberlandt habe das Markgewebe des Centralcylinders, welches die wirklichen einfachen Blattbündel von *Osmunda* auf deren Oberseite begleitet, für »Leptom«, also für einen Siebtheil gehalten und dessen allmähliche Abnahme und schliessliche Durchbrechung geschildert.« Schon verschiedentlich ist hervorgehoben worden, dass Haberlandt dem gegenüber im Recht ist. Ein Uebergang von Markzellen des Stammes in das Blatt, wie ihn Strasburger angiebt, findet durchaus nicht statt. Der Phloemmantel des Stamm-Centralcylinders ist vielmehr, wie jetzt noch näher auszuführen sein wird, allerorten ringsum geschlossen.

Infolge aller dieser Angaben Strasburger's habe ich mich veranlasst gesehen, für unser Object den Ansatz der Blattbündelelemente an die gleichnamigen des Centralcylinders im Stamme eingehend zu untersuchen. Da hat sich denn herausgestellt, dass er von dem einiger anderen zum Vergleich herangezogenen Filicinen, wie *Aspidium filix mas*, *Marsilea quadrifolia* in keiner Weise abweicht, so dass ich anzunehmen geneigt bin, dass alle Filicinen, vielleicht *Equisetum* ausgenommen, sich ähnlich verhalten mögen. Aber der Thatbestand ist ein ganz anderer als der der von Strasburger studirten Angio- und Gymnospermen. Man könnte füglich dem Typus jener einen Farntypus gegenüberstellen. Ganz zufällig

[1]) l. c. S. 113.

[2]) l. c. S. 451, vergl. auch S. 454.

habe ich übrigens eine darauf bezügliche Angabe Unger's[1]) gefunden, die an *Blechnum boreale* gewonnen wurde. Sie lautet: »Ich mache darauf aufmerksam, mit welcher Continuität hier der für das Blatt bestimmte Gefässzweig mit dem Holzkörper in Verbindung steht, eine Eigenthümlichkeit, welche wir bei allen höheren Pflanzen durchaus nicht antreffen.« Die beigegebene Zeichnung erläutert aufs klarste, in welcher Weise Unger diese seine Bemerkung verstanden haben will, sie zeigt, wie Holz- und Bast-Elemente des der Blattoberseite zugekehrten Strangtheiles, im Stamme scharf umbiegend, ihre Enden nach oben wenden und mit höher gelegenen Tracheiden verschränken.

Der der folgenden Darstellung zu Grunde liegende Schnitt ist in Fig. 11 dargestellt. Er ist, wie die schematische Fig. 12 zeigt, so geführt, dass er oben das Blattbündel und dessen rechten Ersatzstrang in seitlicher Lage durchsetzt, in der mittleren Partie die Insertionsstelle des ersteren trifft und schliesslich unterwärts in einen Markstrahl übergeht, wie dies eine nothwendige Folge des schräg gerichteten Verlaufes besagter Glieder sein muss. Man vergleiche dazu auch die Tafelerklärung.

Beginnen wir nun mit der Betrachtung der Zeichnung links oben, an der äusseren Grenze des Blattbündels anfangend und successive Schicht auf Schicht einwärts vordringend, so treffen wir zuerst auf die Schutzscheide und die darauffolgenden Parenchymlagen der Convexseite. Wie unsere Figur lehrt, gehen beide Schichten nach unten ungestört in die gleichnamigen des Stammes über. Es folgt die Protophloemzone. Es ist schon bei Besprechung der Entwickelungsgeschichte des Stammbündels angegeben worden, dass diese sowohl seitlich als auch nach unten sich an die quergestreckten Zellen im Stamme ansetzt. Das zeigt unsere Figur bei α. Die nun folgende kleinzellige, schmale Parenchymeinlage zwischen Protophloem und Siebröhren verschwindet ungefähr an demselben Ort, wo Protophloem und quergestreckte Zellen aufeinandertreffen. Die Siebröhren der convexen Blattbündelseite münden ungehindert in den Stamm ein und verlaufen in regelmässigster Weise nach unten. Ebenso verhält sich auch die Parenchymscheide zwischen Siebröhren und Holztheil. Was nun den Holzstrang angeht, so mag hier bemerkt sein, dass dieser infolge der seitlichen Durchschneidung des Bündels in schräger Richtung durchsetzt wird und deshalb mehr vor einander gelegene Elemente zeigt, als bei senkrechter Schnittrichtung zu sehen sein würden. Seine äussersten Tracheiden verlaufen geradlinig der Stammbasis zu. Alle übrigen aber knicken an der Einmündungsstelle nach oben hin um. Sie bilden eigenthümliche, unregelmässige, mehr oder minder lange Fortsätze, die sich mit denen benachbarter Röhren ineinanderschlingen, so dass ein Gewirr und Geflechte von Röhrenenden entsteht. Hernach entwirrt und ordnet sich wieder alles nach der entgegengesetzten Seite und verläuft stammaufwärts. Ebenso knicken nun alle weiteren Blattbündelelemente der concaven Seite, Parenchymscheide, Siebröhren, Endodermis, um, ohne jedoch solch' unregelmässige, zapfenförmige Fortsätze darzubieten, und verlaufen continuirlich stammaufwärts. Da Protophloemzellen auf dieser Seite nicht vorhanden sind, so sehen wir in unserer Figur die vom oberen Stammtheil herabkommende Schicht quergestreckter Zellen etwas vor der Eintrittsstelle des Blattbündels blind endigen. (Vergl. Fig. bei β.)

Wir haben noch den Fall zu betrachten, in welchem das Blattbündel median getroffen wurde, und somit die Uebergangsstelle seiner Elemente vor einen Markstrahl zu liegen kommt. Hier ändert sich nichts weiter, als dass sämmtliche Holzelemente abwärts verlaufen. Dies muss ja so sein; denn nach aufwärts haben sie an dieser Stelle (im Markstrahl) keinen

[1]) Ein fossiles Farnkraut aus der Ordnung der Osmundaceen. (Denkschrift der k. Akad. d. Wissensch. Wien 1854.)

Anschluss. Alle übrigen Gewebe der Stranginnenseite, Parenchym, Siebröhren, Schutzscheide, verlaufen auch hier, nach aufwärts umbiegend, in die gleichnamigen, den Markstrahl schliessenden des Centralcylinders.

Fassen wir nun das Ergebniss zusammen, so findet ein Theil des Holzes und die sämmtlichen Bastelemente der concaven Seite des Blattbündels ihren Anschluss im Stamme nach der Spitze, alle übrigen nach der Basis zu.

Strasburger schreibt nun ferner bezüglich der Gymnospermen und Dicotylen[1]: »Jede Leitung scheitelwärts im Spross, von einem gegebenen Blatte aus, kann somit nur auf indirektem Wege erfolgen. Daraus erklärt sich wohl hinlänglich das Ergebniss der Hanstein'schen Versuche, welche zeigten, dass entblätterte Zweige verschiedener Gehölze, die von tiefer stehenden Blättern, auf ziemliche Entfernung, ernährt werden mussten, in ihrer Entwickelung stockten, und dass zunächst auch ihre Verdickung auf der entblätterten Strecke unterblieb.«

»Alle[2]) Elemente des Astes stehen somit scheitelwärts nur in seitlicher Berührung mit denjenigen der Tragaxe; nur grundwärts gehen sie in dieselben über. Damit hängt die Erfahrung des gemeinen Lebens zusammen, dass man einen Ast aus seiner Tragaxe nur grundwärts herausbrechen kann, und dass dabei eine Wunde im Tragspross entsteht, die scheitelwärts gleichmässig gewölbt und fast glatt erscheint, grundwärts aber in eine unregelmässige, allmählich sich verjüngende Rinne übergeht.«

Das kann nun aber alles, wie wir sehen, nur für die Phanerogamen gelten, bei den Farnen müssen andere, weiter zu untersuchende Verhältnisse obwalten.

Schlussfolgerungen.

Wenn wir nun am Schluss unserer Betrachtung kurz deren Ergebnisse zusammenfassen, so finden wir bei *Osmunda regalis* einen Centralcylinder mit einem centralen Markkörper, der radienförmig Fortsätze aussendet, durch welche das darauffolgende Xylem in eine Anzahl verschieden geformter Holztheile zerlegt wird. Weiter dringen jedoch diese Strahlen nicht nach auswärts. Der Siebtheil und die darauffolgenden Schichten umschliessen den Kranz der getrennten Holztheile als continuirliche, concentrische Zonen. In den Kanten des Centralcylinders treffen wir die oft genannten hufeisenförmigen Xylemstränge an, welche den äusseren Bogen zum Blattbündel abgeben. Letzteres ist concentrisch, und zwar schon im Moment der Trennung vom Centralcylinder des Stammes. Es setzen sich nämlich die Phloemelemente sowohl oberhalb als auch unterhalb der Insertionsstelle in das Blattbündel fort und hüllen somit dessen Holztheil völlig ein. Neben jeder Blattspur verbleiben dem Stamme zwei schräg aufwärts divergirende Ersatzstränge, welche die im früheren beschriebene Maschenbildung herstellen.

[1]) l. c. S. 133.
[2]) l. c. S. 134.

Nach alledem frägt es sich nun noch, welchem Typus des Gefässbündelbaues die Structur von *Osmunda* sich zunächst anreihen lässt. Für de Bary und Strasburger bilden die Dicotylen das unmittelbare Vergleichsobject. Nach den hier mitgetheilten Untersuchungen kann ich dieser Anschauung nicht beitreten, da ihre Resultate auch nicht in einem wesentlichen Punkte Uebereinstimmung mit jener Klasse ergeben haben. Sowohl die Struktur der Blattstielstränge als auch der Bau der Holzbündel des Stammes und deren Verlauf weisen vielmehr überall deutlich darauf hin, die Vergleichungspunkte in der Archegoniatenreihe zu suchen. Und doch, welcher Gruppe sollen die Osmundaceen hier verglichen werden? Alle übrigen Farne sind himmelweit verschieden, indem bei ihnen der Gefässbündelcylinder aus lauter concentrischen, jeweils von einer Endodermis umgebenen Strängen besteht. Und bei den Lycopodiaceen, wo in der That, wie bei *Osmunda*, nur ein centraler, von einer ringsum laufenden Schutzscheide umhüllter Strang vorhanden ist, da vermissen wir jede sonstige Aehnlichkeit in der inneren Differenzirung desselben. Es giebt thatsächlich keine andere lebende Pflanze, die den Bau unseres Gewächses mit dem besagter beiden archegoniaten Typen verknüpfen würde.

Sehen wir deswegen zu, ob uns die Palaeophytologie nicht die fehlenden Vergleichsobjecte zu liefern vermag. Wir dürfen das ja umsomehr, als es sich in dem vorliegenden Falle um eine recht alte Pflanzengruppe handelt. Wissen wir doch durch die uns erhaltenen Fruktifikationen mit einiger Sicherheit, dass es im braunen Jura bereits Farne mit den Charakteren der Osmundaceen gegeben hat[1]). Deren Stämme und ihr anatomischer Bau sind unbekannt. Nach Ausweis der Stammstructur liegen einigermaassen sichere Belege für die Existenz von Osmunden leider nur für die Tertiärformation vor. Es ist dies der *Osmundites Dowkeri* Carr. aus dem englischen Eocaen[2]), vor allem aber der Stamm, den Unger von Ilia in Ungarn als *Osmundites Schemnicensis* beschrieben hat[3]). Das Bild seines Querschliffes giebt alle Structurverhältnisse einer recenten *Osmunda* wieder und ist sogar exakter als die von Unger vergleichshalber beigegebene Zeichnung des Querschnittes eines recenten Stammes. Wo sich das Original jetzt befindet, ist bedauerlicher Weise nicht bekannt. Sehr *Osmunda*-ähnlich ist ferner das von Graf zu Solms-Laubach erwähnte[4]), aus Sibirien stammende Farnstämmchen der Göttinger Sammlung; doch ist es sehr zerdrückt und nur in den derbsten Geweben erhalten. Ein Präparat hiervon im Besitz des Grafen zu Solms-Laubach zeigt einen Ring von Holzsträngen, der sehr an unsere Gattung erinnert; wie bei dieser scheinen an jeder Blattinsertion zwei laterale Adventivwurzeln den Ursprung zu nehmen. Und wenn Graf zu Solms S. 177 sagt, in der Höhlung des gekrümmten Blattspurbündels seien noch zwei andere Bündelquerschnitte zu finden, so könnte man ebensogut glauben, dass diese nur schlecht erhaltene Sclerenchymstränge, ähnlich wie bei der recenten Gattung gewesen sein werden.

Es ist zwar auch für einige Stammreste aus dem Rothliegenden und der Kohlenformation der Vergleich mit *Osmunda* versucht worden, allein deren Structur ist doch noch gar zu unvollkommen bekannt, so dass aus derselben höchstens auf eine gewisse äussere

---

[1]) Graf zu Solms-Laubach, Einleitung in die Palaeophytologie. Leipzig 1887. S. 158.

[2]) Ibid., S. 176.

[3]) Ein fossiles Farnkraut aus der Ordnung der Osmundaceen. (Denkschrift d. k. Akad. d. Wissensch. Wien 1854.)

[4]) l. c. S. 176.

Aehnlichkeit, aber keineswegs auf nähere Verwandtschaft so unmittelbar geschlossen werden kann. Das gilt für *Anachoropteris* und *Asterochlaena Cottai* Corda. (*Tubicaulis ramosus Cotta*). Göppert, der zuerst auf Beziehungen dieses Fossils zu den Osmundaceen aufmerksam machte[1]), hat später selbst gesagt[2]): »Eine gewisse Aehnlichkeit der vorliegenden Art mit dem Wurzelstock von *Osmunda regalis* ist nicht zu verkennen, obschon sie mir vor vierzehn Jahren, der Zeit der Anfertigung der Zeichnung bedeutender erschien, als heute.« Der neueste Bearbeiter dieser Reste, Stenzel[3]), der der Seltenheit des Materials halber gleichfalls nicht in der Lage war, mikroskopische Untersuchungen anzustellen, hat es unter solchen Umständen mit Recht vorgezogen, zunächst auf jede Parallelisirung derselben zu verzichten.

So bieten also die fossilen Farne wenig für unsere Zwecke. Besser steht es dagegen, wenn man das Fibrovasalsystem der Lepidodendreen ins Auge fasst. In aller Kürze mögen die Hauptzüge von dessen Structur hier nach Graf zu Solms-Laubach, Einleitung in die Palaeophytologie, recapitulirt werden[4]).

Die Lepidodendren besitzen einen einzigen Centralstrang, dessen Centrum bei *Lepidodendron Rhodumnense* von einem Holztheil von homogener Beschaffenheit erfüllt wird. »Im Umkreis zeigt er eine Anzahl kleiner zahnartiger Vorsprünge, den Querschnitten der Blattspuransätze entsprechend. Das ganze Holzbündel wird von einer ganz dünnen Lage zarter, langstreckiger, parenchymatischer Zellen umgeben, die dem Bast angehören dürften. Im Holzkörper liegen die Tracheiden geringster Querschnittsgrösse gruppenweise an der Peripherie, diese Gruppen entsprechen dem Ansatz der Blattspuren und werden von Renault als Protoxylemelemente gedeutet.«

Lep. vasculare Binney (*selaginoides Williamson*) enthält im Centrum »einen im Verhältniss zur Rindendicke schwachen Holzcylinder von kreisförmigem Querschnitt, der sich aus leiterförmigen, Netz- und Treppentracheiden zusammensetzt, zwischen welchen in ziemlich reichlicher Menge, gegen das Centrum hin zunehmend, Parenchymzellen, einzeln oder gruppenweise eingestreut sind. An dem äussersten Rande des Bündels liegen die engsten Elemente desselben. Der ziemlich breite, den Holzcylinder umgebende Bastring ist meistens bis auf die innerste Lage geschwunden, nur selten ist sein zartes Gewebe völlig erhalten.«

Ein dritter Typus tritt uns in *Lep. Harcourtii* With. und *fuliginosum* Will. (*Williamsoni* Solms) entgegen. Dieser Typus ist ausgezeichnet »durch einen centralen, markartigen, rein parenchymatischen, der Tracheiden gänzlich entbehrenden Cylinder, der von einem geschlossenen, einwärts scharf begrenzten Ring trachealer Elemente umgeben wird.«

Wir hätten also bei *Lep. Rhodumnense* ein axiles, regelrecht concentrisches Bündel (eine einzige Stele nach van Tieghem), welches sich in dem dritten Fall, dem Typus von *Lep. Harcourtii* durch Sonderung des Xylemtheiles in Mark und Holzcylinder differenzirt. Den Weg, auf dem besagte Differenzirung zu Stande gekommen sein mag, zeigt uns Lep. vasculare an.

Einen weiteren Schritt in der Gliederung des ursprünglich einfachen Xylemkörpers

---

[1]) Ueber die fossile Gattung *Tubicaulis*. Flora 1848.

[2]) Die fossile Flora der permischen Formation. Palaeontographica. XII. Bd. Cassel 1864/65.

[3]) Die Gattung *Tubicaulis* Cotta. Mittheil. aus dem kgl. mineralogisch-geolog. und prähist. Museum in Dresden. Heft 8. Cassel 1889.

[4]) S. 222 seq.

finden wir bei den Sigillarien vor. Von *Sigillaria Menardi* heisst es[1]: »Der Querschliff zeigt ein weites Markrohr. Dasselbe wird zunächst umgeben von einem Kranze von zahlreichen halbmondförmigen, die Convexität einwärts kehrenden, und seitlich aneinanderstossenden Trachealsträngen, in welchen die engsten Elemente in der Concavität der Aussenseite gelegen sind. An ihrer Aussenseite setzen die Blattbündel an. Umgeben wird dieser Ring von einer secundären Holzmasse, deren, durch primäre Markstrahlen von einander geschiedene einzelne Keile jeweils einem der inneren Bündel entsprechen.«

Auch bei *Sig. spinulosa* »ist eine centrale Höhlung vorhanden, die offenbar vom Markkörper ausgefüllt wurde, sie wird ähnlich wie bei *Sig. Menardi* von einer Anzahl ungefähr kreisständiger Gefässstränge umgeben, auf welche endlich, nach aussen, der hier viel mächtigere secundäre Holzkörper folgt. Doch sind die das Mark umgebenden Bündel, bei sonst ähnlichem Bau, durchaus nicht von der regelmässigen Form wie bei *Sig. Menardi*, ihre Breite ist sehr wechselnd, häufig hängen mehrere derselben seitlich mit einander zusammen.«

Und *Lepidodendron Iutieri*, über das wir leider noch immer nicht genauer unterrichtet sind, dessen Zugehörigkeit zur Gattung noch nicht ausser Zweifel steht, scheint sich nach den Beschreibungen, vom fehlenden Dickenzuwachs abgesehen, ganz ähnlich zu verhalten.

Von allen diesen Formen sagt Graf zu Solms[2]: »Man kann sich, um es kurz zu sagen, dem Eindruck nicht verschliessen, dass man es hier mit einer trachealen Ringzone zu thun hat, die durch ungleichmässige Ausbildung in zahlreiche, einzelne, dann natürlich strangförmige Fragmente zerlegt ist.« Schliesslich gelangt der genannte Autor noch zu dem Endergebniss, nicht ein von distincten Bündeln umgebenes Mark anzunehmen, als vielmehr »alle zusammen als einen centralen Bündelstrang zu betrachten, dessen Mitte parenchymatisch, dessen Peripherie streckenweise, in nicht genau begrenzter Ausdehnung, tracheale Beschaffenheit hat und bei manchen Formen (*Lep. Harcourtii*) continuirlich, bei anderen (*Sigillaria, Lep. Iutieri*) in einzelne Stränge zerlegt erscheint.

Nun ist es leider nicht möglich, mit Sicherheit festzustellen, ob bei den Sigillarien der centrale Cylinder von einem continuirlichen Basttheil umhüllt war, oder ob zahlreiche, periphere, den Holzgruppen entsprechende Baststränge vorlagen. Immerhin ist die erstere Alternative bei der grossen Unregelmässigkeit, die die Holzmassen der *Sig. spinulosa* und *xylina* z. B. zur Schau tragen, bei der offenbaren Verwandtschaft besagter Gewächse mit den Lepidodendren bei weitem wahrscheinlicher.

Das aber würde fast bis in die kleinen Details hinein, etwa mit einziger Ausnahme der Lage der Protoxylemstränge die Structur des Centralcylinders von *Osmunda* bedeuten. Und wenn die Holzstränge der Sigillarien-Querschnitte so wenig Regelmässigkeit aufweisen, so wird auch das vielleicht ein anderes Gesicht bekommen, wenn einmal genügendes Material vorliegt, um deren Längsverlauf durch Schnittserien festzustellen, wie dies für unser Farnkraut geschehen ist.

Sobald man aber den im Bisherigen skizzirten Schlussfolgerungen beitritt, erscheint unsere *Osmunda* in einem eigenthümlichen Lichte. Sie ist ein Farnkraut, welches in seinem inneren Bau den Stammformen der Gruppe näher steht, als das bei irgend welchem anderen der Fall ist, sie zeigt uns, dass die Urformen einen einfachen Contralcylinder besassen,

---

[1] Graf zu Solms-Laubach, S. 257 seq.

[2] l. c. S. 259.

wie ein solcher ja auch heute noch bei manchen Formen, ganz allgemein bei den jungen Keimpflanzen vorliegt. Sie deutet aber sogar noch weiter zurück und gestattet uns einen Ausblick auf die Organisation der Stammgruppen, von der nicht nur Farne und Lycopodien, sondern wohl auch die höheren Pflanzen ihren Ursprung herleiten, und weist deutlich darauf hin, dass auch bei diesen letzteren die complicirte Beschaffenheit des Strangsystems aus der Differenzirung eines ursprünglich einfach gebauten Centralcylinders abzuleiten sein wird. Damit soll aber in keiner Weise gesagt sein, dass die Osmundaceen als solche die älteste Farnform darstellen, es soll das relative Alter der Lepto- und Eusporangiaten nicht präjudicirt, es soll nur der archaistische Charakter ihres anatomischen Baues ins rechte Licht gesetzt werden.

Erläuterungen zu den Holzschnitten.

Holzschnitt 1. Schematische Darstellung des Verlaufes der Holzstränge von einem gegebenen Blatte n aus. Der Deutlichkeit halber ist die von den Blattbündelinsertionen eingeschlossene Masche übertrieben weit gezeichnet. Der Weg, den speciell die aus der Blattbündelinsertion n derivirenden beiden Ersatzstränge in ihrem Weiterverlauf stammaufwärts bis zur Blattbündelinsertion $n + 21$ einschlagen, ist schwarz gehalten.

Holzschnitt 2. Schema eines Stammquerschnittes mit 13 im Kreis gestellten Holzsträngen. Eine scheinbare Unregelmässigkeit ergiebt sich bei Strang 10. Wir sehen die in Holzschn. 1 wiedergegebene Vereinigung des aus der eben erfolgten Blattbündelabgabe derivirenden linken Ersatzstranges mit dem ihm zunächst liegenden aus der nächst unteren Blattbündelinsertion noch nicht vollzogen, wie es ein klein wenig früher bei Strang 5 geschehen ist. Das genaue Studium des Verlaufes der einzelnen Stränge verlangt indess, die beiden Theilstränge bei 10 auch während der kurzen Strecke von der Blattbündelabgabe bis zu der Stelle der Vereintläufigkeit als zusammengehörig zu bezeichnen.

Die Kreuzchen bezeichnen die Stellen, wo sich die Protoxylemgruppen befinden, die römischen Ziffern bedeuten die Aufeinanderfolge der Blätter.

Holzschnitt 3. Schematische Darstellung der Umformung, welche ein Holzstrang von der Blattbündelinsertion aus nach abwärts erleidet. Die Kreuzchen bezeichnen die Lage der Protoxylemstränge.

Erläuterungen zu den Figuren.

Fig. 1. Naturgetreue Abbildung des Verlaufes der Holzstränge. Die Blattbündelaustritte sind nach ihrer successiven Aufeinanderfolge numerirt.

Fig. 2. Querschnitt durch eine Blattspur etwas unterhalb der Insertionsstelle. (*x*) der hufeisenförmig gekrümmte Holztheil mit der einzigen Protoxylemgruppe (*px*), umgeben von der Xylemscheide (*xsch*); (*ph*) die Siebröhrenzone. Daran anschliessend die Zone der quergestreckten Elemente (*qu*), beiderseits unterbrochen durch die Protophloemzone (*pph*), welch letztere ihrerseits von der Siebröhrenzone durch eine Parenchymeinlage getrennt ist. (*pa*) Parenchymscheide, (*end*) Endodermis.

Fig. 3. Querschnitt durch einen zweischenkligen Holzstrang. Die Holzelemente (*x*) sind noch jugendlich, nur um die Protoxylemgruppe (*px*), welche ausserhalb einer kleinen Parenchymgruppe liegt, haben bereits mehrere Holzelemente ihre definitive Ausbildung erfahren.

Fig. 4. Querschnitt durch den vor einem Markstrahl gelegenen Theil des Centralcylinders. Rechts und links vom Markstrahl die benachbarten Holzbündel (*x*), welche von der Xylemscheide (*xsch*) eingehüllt sind. (*ph*) Siebröhrenzone, (*qu*) Zone der quergestreckten Elemente, (*pa*) Parenchymscheide, (*end*) Endodermis.

Fig. 5. Das Ende einer Siebröhre.

Fig. 6. Quergestreckte Zellen aus einem Tangentialschnitt.

Fig. 7. Schematische Darstellung des Verlaufes der Protoxylemstränge, durch punktirte Linien kenntlich gemacht.

Fig. 8. Querschnitt durch ein Blattbündel unmittelbar nach dem Verlassen des Centralcylinders in einem Stadium, in welchem die Bündelelemente ihre definitive Ausbildung noch nicht vollendet haben. Man sieht, wie die Ausbildung des Xylems von der Protoxylemgruppe ausgeht. Die in einem Ende des Holzkörpers ausgebildeten Tracheiden sind mit vom Stamm herübergenommen. Sie verschwinden sehr rasch, wenn man ein wenig blattaufwärts geht. (*end*) Endodermis, (*pa*) Parenchymscheide, (*pph*) Protophloem, (*ph*) Siebröhrenzone, (*xsch*) Xylemscheide, (*x*) Xylem, (*px*) Protoxylem.

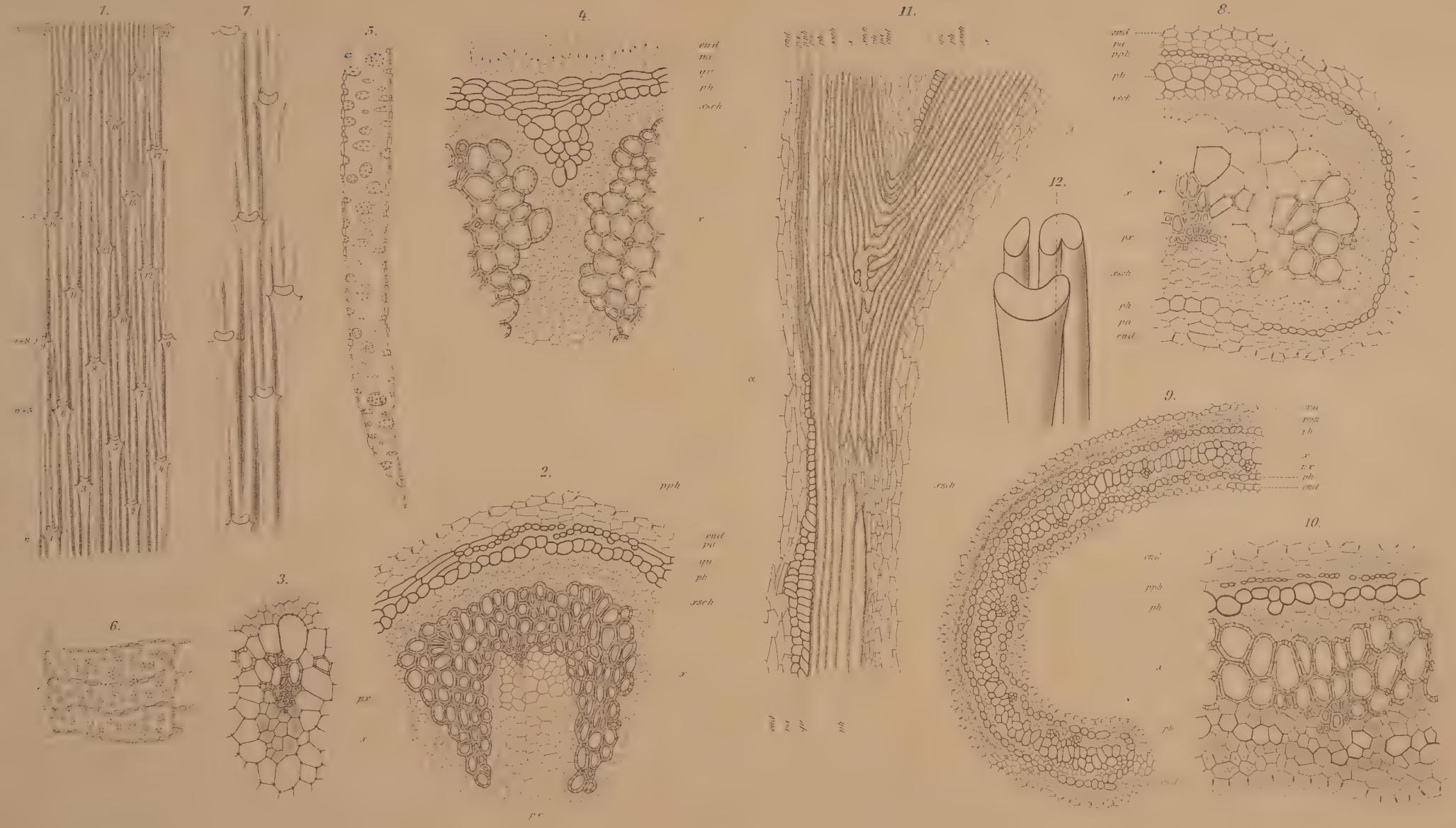
Fig. 9. Querschnitt durch ein Blattbündel, bald nachdem die Spur die sclerotische Rinde des Stammes verlassen hat. Zeichenerklärung wie bei Fig. 8.

Fig. 10. Ein Theil des Querschnittes von Fig. 9 stärker vergrössert.

Fig. 11. Längsschnitt durch die Ansatzstelle des Blattbündels an den Centralcylinder. In seinem oberen Theil geht der Schnitt durch die beiden noch getrennten Bündel — Blatt links, Stamm rechts —; Zeichenerklärung der aufeinanderfolgenden Schichten wie bei den vorausgegangenen Figuren. In seinem mittleren Theile ist die Insertionsstelle selbst getroffen. Etwas tiefer gelangt der Schnitt infolge des etwas schrägen Verlaufes der Stränge zuerst in die Xylemscheide, dann in den Markstrahl und die vor denselben gelagerten Zonen. Man sieht die Siebröhren an dieser Stelle tief in den Markstrahl eindringen. Man vergleiche hierzu Fig. 4.

Fig. 12. Schema des Ansatzes der Blattspur an zwei Stammstränge, die Schnittführung — punktirte Linie — zu Fig. 11 zu illustriren.

Separat-Abdruck aus der Botanischen Zeitung 1895. Heft III. — Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.



P. Zenetti del. E. Laue lith. Berlin.

Lebenslauf.

Ich, Paul Zenetti, bin geboren am 22. April 1866 zu Lauingen a. Donau, Bayern, Reg.-Bezirk Schwaben und Neuburg. Meine Eltern sind Ferdinand Zenetti, Bürgermeister und privatisirender Apotheker ebendort, und Mathilde Zenetti, geborene Klöpfer.

1876—1885 besuchte ich das humanistische Gymnasium bei den Benediktinern zu St. Stephan in Augsburg. Im letzgenannten Jahre bestand ich dortselbst das Gymnasial-Absolutorium.

Demnächst erfolgte meine Ausbildung für den Apotheker-Beruf und dauerte bis zum 30. Mai 1892, an welchem Tage ich den Approbationsschein als Apotheker erhielt.

Zugleich während dieser Jahre meiner pharmaceutischen Vorbereitung und in der darauffolgenden Zeit war ich immatriculirt und besuchte Vorlesungen an der Universität München, an den Lyceen Dillingen und zu St. Stephan in Augsburg, an der Universität Strassburg. An der letzten Hochschule beendigte ich mit dem Sommersemester 1893 meine academische Studienzeit.

Am 1. October 1893 wurde mir auf gütigen Vorschlag des Herrn Professors Schaer die Stelle des Assistenten am hiesigen pharmaceutischen Institut übertragen.

Meine Lehrer waren die Herren Professoren und Docenten: in München: Pringsheim; in Dillingen: von Pessl, Pfeifer, Deisenberger, Kalvoda; in Augsburg: Abt Gebele, P. Kramer, P. Permanne, P. Stengel; in Strassburg: Flückiger, Fittig, Goette, Graf zu Solms-Laubach, Kohlrausch, Schaer, Rose, Zacharias, Wolff, Thierfelder, Jost.

Indem ich mir gestatte, meinen hochverehrten Lehrern an dieser Stelle meinen innigsten Dank auszusprechen, kann ich es nicht unterlassen, ganz besonders noch Herrn Professor Grafen zu Solms-Laubach für seine Mühewaltung bei Anfertigung der Dissertation meine dauernde, dankbare Anhänglichkeit zu versichern.

Strassburg i. E., den 3. Juli 1894.

Paul Zenetti.